Muurahaisten lajienvälisistä suhteista.

HEIKKI WUORENRINNE

Yhteiskunnisssa elävistä pistiäisistä ovat muurahaiset siinä suhteessa erikoisia, että niillä tavataan pesiä, joissa asuu kaksi tai useampiakin lajeja. Lisäksi monilla lajeilla on taipumusta hakeutua toistensa seuraan. Nämä lajienväliset suhteet ovatkin juuri muurahaisilla kehittyneet erääksi kiintoisaksi yhteiskuntaelämän ilmiöksi.

Saksalainen E. WASMANN (1901) lienee ensinnä laatinut järjestelmän nyt käsiteltävänä olevaan puoleen muurahaisten elämässä. Myöhemmin on esitetty useita muitakin jakoja (esim. SKWARRA 1929a, STITZ 1939 ja VIEHMEYER 1908), jotka noudattavat pääpiirteissään samoja latuja kuin ensimmäinenkin. Seuraavan esityksen perustana on kuitenkin MORLEYn (1945 ja 1946) esittämä järjestelmä, joka sekään ei poikkea olennaisesti aikaisemmista.

Pesien asukasrakenteen perusteella on muurahaispesät yleensä jaettu kolmeen ryhmään: yhden lajin asuttamat pesät, yhteispesät ja sekapesät. Jälkimmäisiä voitaisiin kutsua yhteisesti pesäyhdistymiksi. (MORLEYllä mixobiotic colonies, joihin kuuluvat compound nests ja mixed nests). Yhteispesimisessä kukin laji elää omassa pesäkäytäväsysteemissään samassa kannossa, saman kiven alla tai samassa sammalmättäässä. Niiden käytävät saattavat rajoittua toisiinsa tai kulkea jopa toistensa lomitse. Sensijaan sekapesissä asuu kaksi tai useampiakin lajeja samassa pesälabyrintissa. Nämä eri tyypit voidaan jakaa edelleen eri muurahaislajien välisiä yhteistoimintasuhteita silmälläpitäen satunnaisiin, ehdollisiin ja ehdottomiin suhteisiin.

Yleisenä piirteenä eri muurahaislajien suhtautumisessa toisiinsa on kilpailu pesäpaikoista. Täysin sulkeutuneissa puhtaissa metsiköissä tapaa harvoin pesäyhdistymiä, mutta heti kun hakkuuta on vähänkin suoritettu, muurahaiset alkavat etsiytyä lukuisasti näille paikoille, jolloin pesäyhdistymien määrä kasvaa paljon suuremmaksi. Samaten on laita metsänreunoissa, ahoilla, hakkuualueilla, kallioilla, kuloalueilla ym. paikoilla, joissa luonnostaan tai ihmistoiminnan tuloksena on aukeita tai puoliaukeita aloja, missä on sopivia pesimäalustoja kuten kantoja, kiviä ja mättäitä. Eri muurahaislajien hakeutuminen toistensa seuraan selittynee niiden kilpailusta pesimäpaikkojen valtauksessa. Tri OINONEN on osoittanut (1956), että esim. kallioilla, joissa sopivista pesäpaikoista on puutetta, *Lasius flavus* toimii pioneerilajina edistäen rakennustyöllään muiden muurahaisten tuloa kallioille. Metsämailla on luonnollisesti suurempi valinnanvara pesäpaikkojen suhteen, mutta sielläkin luonnon muodostamat pesäpaikat (kivien alustat ja lahokannot) ovat monesti pesäyhdistymien sijaintipaikkoja. Erikoisesti on huomattava hakkuualueilla *Myrmica ruginodiksen* vastaavanlainen pioneeritoiminta. Kuten taulukosta 1 nähdään on *Leptothorax acervorum* aivan omaa luokkaansa tunkeutujalajina. Eräs selitys lienee puolustuskeinojen suuri tehokkuus;

tri Oinonen (henkilökohtainen tiedonanto) on todennut esim. *Myrmica*-lajien karttavan *Leptothoraxien* voimakkaita pistoksia, mikä selittäisi viimeksimainittujen »helpon» tunkeutumisen toisten pesimäalueille. On kuitenkin vaikeata mennä arvailemaan, mistä varsinaisesti johtuu toisten lajien suurempi aktiivisuus pesien valtauksessa.

Yhden lajin aikaisemmin asuttamista, mutta sitten hylkäämistä pesistä saattaa löytää toisen lajin yhteiskunnan, jonka työläiset ovat osittain muuttaneet pesän alkuperäistä rakennetta. Siten *Myrmica*-lajit pyrkivät valtaamaan hylättyjä *Formica rufa-pratensis* -ryhmän kekopesiä. Varsinkin maatuneista kekopesistä tapaa tällaisia eri *Myrmica*- ja *Leptothorax*-lajien yhteispesiä. Mikäli uusi yhteiskunta tunkeutuu pesään, jossa on vielä alkuperäisiä asukkeja jäljellä, kehitys saattaa johtaa joko puhtaaseen yhden lajin pesään tai yhteispesään riippuen k.o. lajien erilaisesta ekologisesta voimakkuudesta. Yhteispesät saattavat olla satunnaisia, ehdollisia tai ehdottomia. Suurin osa yhteispesätyypeistä on kahta edellistä muotoa; kaikki tähän mennessä tavatut erilaiset yhdistelmät on koottu taulukkoon 1. On kuitenkin vaikeata vetää rajaa satunnaisten ja ehdollisten s.o. säännöllisesti esiintyvien yhdistelmien välille.

Ehdotonta yhteispesätyyppiä meillä edustaa ainoastaan *Formicoxenus nitidulus*, joka rakentaa pesäkäytäväsysteeminsä *Formica rufa-pratensis* -ryhmän muurahaisten kekoihin. Harvemmin tapaa sen isäntämuurahaisena *Formica truncorum*in. Näiden lajien välinen suhde on muista yhteispesintämuodoista poiketen hyvin kiinteä; *F. nitidulus* ei pysty elämään kekopesien ulkopuolella. Siten kekomuurahaisten muuttaessa uuteen pesään seuraavat *F. nitiduluksetkin* mukana niiden jalkoihin ym. kiinnitarrautuneina (Adlerz 1884). Sen pesäkäytävät ovat rakennetut hienommista aineksista ja niiden koko on pienempi kuin isäntämuurahaisella ja ne sijaitsevat keon sivuosissa, ei kuitenkaan koskaan maan alla (Larsson 1943; Skwarra 1929a). Forel (1893) on todennut, että *F. nitiduluksen* pesäkäytävät ovat kekomuurahaisten käytävien yhteydessä. Ne hankkivat ravintonsa kekopesästä käyttäen hyväkseen kekomuurahaisten sinne tuomaa ravintoa. Mitään vihollisuuksia ei tiettävästi esiinny näiden lajien välillä. *F. nitidulus* ♀:n palatessa häälennoltaan se etsii joko saman entisen kekopesän tai tunkeutuu uuteen. Toukkansa ne hoitavat itse. Niitä on tavattu erilaisilta olinpaikoilta, soilta (Wuorenrinne 1956) ja kuivalta maalta; mitään erikoisesti suosittua kasvillisuustyyppiä ei näytä olevan. Sensijaan ne hakeutuvat mielellään sellaisiin pesiin, joissa on keskellä kanto. Ne eivät seuraa isäntiään maan alle talvehtimaan (Jacobson 1939).

Orjuuden ja samalla sekapesien synty muurahaisilla on kauan kiinnostanut tutkijoita. Jo Darwin selitti orjuuden synnyn muurahaisilla valintaoppinsa mukaisesti siten (Järven 1905, mukaan), että ensimmäiset orjat olisivat syntyneet pesään sattumalta tuoduista vieraiden lajien koteloista, ja näiden tuottama hyöty olisi sitten saanut nuo muurahaiset jatkamaan orjien hankintaa. Kuitenkin on todettu, että vain tietyt lajit kelpaavat toisille orjiksi. Jos muiden lajien koteloita

Taulukko 1 a. Eri muurahaislajien yhteispesäyhdistelmät. Tunkeutujalaji pystysuorassa sarakkeessa. × OINONEN (1956), ▲ GÖSSWALD (1932), o JACOBSON (1939), ● SKWARRA (1929 a ja b), * STITZ (1939), + omat havainnot.

Tabelle 1 a. Artenkombinationen der Nestgemeinschaften. Senkrechte Rubriken: Eindringerarten. × *Oinonen (1956),* ▲ *Gösswald (1932),* o *Jacobson (1939),* ● *Skwarra (1929 a und b),* * *Stitz (1939),* + *eigene Beobachtungen.*

	M. laevinodis	*M. rutinodis*	*M. sulcinodis*	*M. scabrinodis*	*M. lobicornis*	*L. acervorum*	*L muscorum*	*L. tuberum*	*T. caespitum*	*C. herculeanus*	*L. niger*	*L. flavus*	*F. exsecta*	*F. pressilabris*	*F. sanguinea*	*F. rufa-pratensis*-ryhmä	*F. truncorum*	*F. fusca*	*F. rufibarbis*	*F. picea*
Myrmica sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	●	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M. laevinodis	–	–	–	×	×	×	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M. ruginodis	–	–	–	×	×	×	–	–	–	–	×	×	–	–	–	–	–	×	–	×
M. sulcinodis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M. scabrinodis	–	*	–	–	×	×	–	▲	–	–	×	–	–	–	–	–	–	×	–	–
M. lobicornis	–	×	–	×	–	×	–	–	–	–	×	×	–	–	–	–	–	×	–	–
Tetramorium caespitum	–	–	–	–	–	–	–	▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Camponotus herculeanus	–	–	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lasius fuliginosus	–	–	–	–	–	●	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
L. niger	–	×	–	–	–	×	–	▲	●	–	–	–	–	–	+	–	–	×	–	–
L. alienus	–	–	–	–	–	*	–	▲	o	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
L. flavus	×	×	×	×	×	×	–	▲	×	–	×	–	×	–	×	×	×	×	×	–
Formica exsecta	–	×	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. pressilabris	–	–	–	–	–	●	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. sanguinea	–	–	–	–	+	×	×	▲	o	–	–	–	–		–	–	–	–	–	–
F. rufa-pratensis-ryhmä	*	×	–	–	–	×	–	–	▲	–	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–
F. truncorum	–	×	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. truncorum v. *tr.-pratensis*	–	–	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. fusca	×	×	–	×	×	×	–	–	●	×	–	×	–	–	–	–	–	–	–	–
F. rufibarbis	*	–	–	–	×	–	–	▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. picea	–	×	–	×	×	×	–	–	–	–	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–

tulee pesään, niin niistä syntyneet muurahaiset tapetaan armotta. Aikojen kuluessa lienee tapahtunut erikoistumista, mutta nykyisiä olosuhteita tutkimalla ei päästä selvyyteen siitä, miten tuollainen suhde on alunalkuaan syntynyt. Toisaalta voidaan kyllä aktualistista periaatetta käyttää hyväksi selvittämällä, miten muurahaisyhteiskunta syntyy nykyään. Yhteiskunnan perustaa hedelmöittynyt naaras joko yksinään tai se saa apua joko oma- tai vieraslajisilta muurahaisilta. Näitä jälkimmäisiä voitaisiin kutsua »epäitsenäisiksi» naaraiksi vastakohtana edellisille »itsenäisille». Tällaisten »epäitsenäisten» naaraiden kautta sekayhteiskunnat syntyvät seuraavilla tavoilla (LARSSON 1943):

Taulukko 1 b. Useamman muurahaislajin yhteispesäyhdistelmät. Tunkeujalajit vaakasuorissa sarakkeissa. × OINONEN (1956), + omat havainnot, ■ WASMANN (1901), ● SKWARRA (1929 a).
Tabelle 1 b. Nestgemeinschaften mit mehr als zwei Arten. Waagrechte Rubriken: Eindringerarten. × OINONEN (*1956*), + *eigene Beobachtungen*, ■ WASMANN (*1901*), ● SKWARRA (*1929 a*).

3 lajia *3 Arten*	*Myrmica ruginodis*	*Lasius niger*	*Lasius flavus*	*Formica fusca*	
Leptothorax acervorum	–	–	–	×	*Myrmica scabrinodis*
Myrmica laevinodis	–	–	×	–	*Lasius niger*
M. ruginodis	–	–	×	–	» »
M. scabrinodis	–	–	×	–	» »
L. acervorum	–	–	×	+	» »
M. scabrinodis	–	–	×	–	*Formica sanguinea*
M. lobicornis	–	–	+	–	» »
L. acervorum	–	–	×	–	» »
M. ruginodis	–	×	–	–	*F. fusca*
M. scabrinodis	–	×	–	–	» »
L. acervorum	+	×	–	–	» »
» »	+	–	–	–	*F. rufa-pratensis* -ryhmä

3 tai 4 lajia *3 oder 4 Arten*	*Lasius flavus*	*L. alienus*	*Leptoth. muscorum*	
Myrmica ruginodis + *M. scabrinodis*	×	–	–	*Formica rufa-pratensis* -ryhmä
Leptothorax acervorum	×	–	–	*F. fusca* – *F. sanguinea* -sekapesä
	–	–	●	» » » » »
	–	■	–	» » » » »
	–	–	●	*F. picea* – *F. sanguinea* -sekapesä
Formica fusca + *M. ruginodis*	+	–	–	*Leptothorax acervorum*
	–	■	–	*F. fusca* – *F. rufibarbis* – *F. sanguinea*-sekapesä

5 lajia *5 Arten*	*Lasius flavus*	
Formica fusca + *Leptoth. acervorum*	×	*Myrmica scabrinodis* + *M. ruginodis*
Lasius niger	×	*F. fusca* – *F. exsecta* – *F. sanguinea* -sekapesä

1. »Epäitsenäinen» naaras tunkeutuu isäntälajinsa pesään, jossa se joutuu kasvatiksi, adoptoiduksi. Isäntäyhteiskunnan kuningatar tai kuningattaret surmataan joko sen omien työläisten tai tunkeutujanaaraan toimesta. Tällaisten »epäitsenäisten» naaraiden taaruumiin karvoista erittyy makeaa nestettä, jota isäntämuurahaiset imeksivät halukkaasti, mikä selittää osittain sen, miksi pesän asukkaat eivät tapa tunkeilijaa, vaan alkavat hoitaa sitä. Syntyvä sekayhteiskunta on ns. ottokasvattiyhteiskunta (adoptiokolonia).

2. »Epäitsenäinen» naaras lyöttäytyy yhteen »itsenäisen» naaraan kanssa, joka saa hoitaakseen myös »epäitsenäisen» naaraan toukat. Niin pian kuin »itsenäinen» naaras on kasvattanut tarpeellisen määrän työläisiä, se tapetaan. Näin syntyy sekayhteiskunta, jota nimitetään liittoyhteiskunnaksi (allianssikolonia).

3. Vihdoin saattaa »epäitsenäinen» naaras tunkeutua pienen isäntälajinsa pesään ryöstäen sieltä kotelot tai ottaen koko pesän haltuunsa tappamalla kaikki sen yhteiskunnan imagot, ja muodostaa siten ns. ryöstöyhteiskunnan (rapinakolonia). Tätä tyyppiä edustaisi meillä *Harpagoxenus sublaevis*, mutta kotimaisten havaintojen mukaan (esim. WELLENIUS 1903) näyttää siltä, että *Harpagoxenuksen* yhteiskunnan perustamistapa olisi lähinnä ottokasvattiyhteiskuntatyyppiä. Siten meillä ei kenties tätä yhteiskunnan muodostustapaa esiinny.

Edellä esitetyn valossa voidaan tarkemmin pohtia sekapesimisen syntyä. Aikaisemmin kiinnitin huomiota siihen DARWINin teoriaa vastaan esitettyyn huomautukseen, että ainoastaan tiettyjen lajien yksilöt kelpaavat toisille orjiksi. Syyksi tähän on esitetty, että esim. laji A olisi aikojen kuluessa tottunut kasvattamaan toista lajia B ja tämä laji B – saatuaan koko kasvatuksensa A:lta – olisi tottunut etsimään orjikseen tai kasvattajikseen juuri A-lajin yksilöitä. Nyt kuitenkin evoluutioteorian mukaisesti tämä pyrkimys saada juuri tiettyä lajia orjiksi olisi kehittynyt mutaatioiden kautta, eikä siis ole tottumuksen aiheuttama. Tämän perusteella voidaan sanoa, että alkuperäisin sekapesimistyyppi on ottokasvattiyhteiskunta, koska siinä tunkeutujanaaras otetaan enemmän tai vähemmän vapaaehtoisesti hoidettavaksi. Tästä pesästä saattaa kyllä kehittyä orjia pitävä ja koteloita ryöstävä yhteiskunta kasvattajien kuoltua. Ryöstöyhteiskuntatyypissä sensijaan kehitys on jo alunperin ryöstöasteella. Liittoyhteiskuntaa voi taasen pitää näiden kahden tyypin välimuotona; se on kuitenkin lähempänä jälkimmäistä, sillä siinähän »epäitsenäinen» naaras tekee »ryöstömurhan» saadakseen haluamansa kotelot itselleen. Kuitenkin on huomattava, että kaikki orjia pitävät lajit, myös viimeksimainitut, ovat pesän alkuaikoina oikeastaan orjiensa ottokasvatteja, jotka vasta myöhemmässä vaiheessa alistavat todella isäntänsä orjiksi.

Tällaisen ajatuskehittelyn tuloksena on, että orjuus ja samalla yhteispesiminen on saanut alkunsa ei sattumanvaraisista ryöstöistä, kuten DARWIN oletti, vaan vapaista huolehtimissuhteista, jotka ovat saattaneet aluksi muodostua sattumanvaraisesti ja useiden eri kokeilujen jälkeen on löytynyt sopiva, elintavoiltaan samankaltainen lajipari, joka sitten on fylogeneettisessä kehityksessään yhä paremmin sopeutunut yhteen mutaatioiden avulla evoluutioteorian mukaisesti. Täten on syntynyt uusi vaistotoimintasarja, joka on tarkoituksenmukainen sekapesimistä silmälläpitäen.

On selvää, että sekayhteiskunta muuttuu aikaa voittaen puhtaaksi yhden lajin pesäksi, ellei uusia orjia ryöstetä, koska yleensä isäntämuurahaisen naaraat tapetaan yhteiskuntaa muodostettaessa. Tällaisesta sekapesille yleisestä kiertokulusta ja yleensä sekapesän kehittymisestä olkoon esimerkkinä WASMANNin havainto-

sarja (JÄRVEN 1905, mukaan) *Formica truncorum*ista: *Formica fusca*n pesään oli tunkeutunut *truncorum*-naaras, joka oli surmannut *fusca*-naaraan. *Truncorum*-naaras muni munia, joista *fusca*-työläiset pitivät huolta. Munista tulleet *truncorum*-työläiset olivat paljon »laiskempia» kuin isäntänsä koettamattakaan auttaa niitä. Vielä 3. vuoden lopussa vanhat *fusca*-työläiset hoitivat *truncorum*-naarasta ja sen jälkeläisiä, mutta 4. vuoden alussa ne kuolivat vanhuuttaan ja pesä muuttui yhden lajin asumaksi, siis *truncomrum*in. Tällöin kävivät *truncorum*-työläiset tilaisuuden tullen ryöstämässä uusia *fusca*-työläisiä, jonka johdosta pesä muuttui jälleen sekayhteiskunnaksi.

Tavallisesti itsenäisesti elävillä lajeilla isännäksi joutuminen tai orjien pito muuttaa suuresti niiden yleistä biologiaa; niiden elintavat sekä pesien muoto tulevat toisenlaisiksi. Lisäksi tulee orjuuden degeneroiva vaikutus selvästi esille. Tämä koskee erikoisesti täysin itsenäisesti eläneitä muurahaisia, jotka ovat joutuneet hoitamaan jotakin toista lajia tai olemaan sen orjana. Esim. *Lasius fuliginosuksen* pesissä sen eläessä itsenäisesti on paljon muurahaisvieraita. Sensijaan sen muodostamista sekapesistä saa niitä turhaan hakea. Toisaalta taasen pesien rakenne muuttuu sekayhteiskunnassa joko toisen tai toisen lajin tyypillisen pesän kaltaiseksi tai niiden välimuodoksi kuten *Formica sanguinea*lla. Orjuuden vaikutus näkyy esim. orjien iän lyhenemisenä; siten tavallisissa oloissa 7-vuotiaaksi elävä *Formica fusca* -työläinen kuolee jo 4-vuotiaana jouduttuaan alusta alkaen olemaan orjana. Kun orjuus on huippuunsa kehittynyt ja sen vaikutus vakinisesti orjia pitäviin lajeihin käynyt ylenmäärin huonontavaksi, seuraa vastareaktio; kehitys alkaa käydä päinvastaiseen suuntaan ja orjuus muuttuu alkuperäiseksi suhteeksi, nim. vieraiden työläisten huolehtimiseksi avuttomista muurahaislajeista. Tämäkin on eräs todistus sekapesien fylogeneettisesta synnystä esitetyn teorian puolesta.

Sekayhteiskuntien rakennepiirteiden vertailu samojen lajien itsenäisesti elävien yhteiskuntien vastaaviin pesiin antaa omalta osaltaan tietoja sekapesimisen luonteesta. Tässä mielessä voidaan erottaa välimuotoiset pesät ja puhdastyyppiset pesät. Edellistä tyyppiä edustaa meillä ainoastaan *Formica sanguinea*n pesät, jotka ovat maapesiä, kivenalus- tai kantopesiä, joissa on aina neulasia ja kariketta jonkinlaisena keontapaisena pesän päällä ja sivuilla. Myös *F. truncorum*in kantojen tukemia kekopesiä voitaisiin pitää välimuotoisina. Muiden sekayhteiskuntia muodostavien lajien pesät ovat puhdastyyppisiä, siis puhtaita mätäs-, kivenalus-, kanto- tai kekopesiä riippuen lajin luontaisista pesistä.

Sekapesät voidaan jakaa muurahaisten välisiä suhteita silmälläpitäen ehdollisiin ja ehdottomiin. Edellinen ryhmä voidaan jakaa vielä kahtia sen mukaan, tapahtuuko yhteiskunnan perustaminen aina apumuurahaisten avulla, vai voivatko ko. muurahaiset perustaa niitä myös itsenäisesti. Ehdollisia sekapesiä muodostavat kaikki *Formicinae*-alaheimon epäitsenäisesti elävät lajit, kun taas ehdottomia sekayhteiskuntia muodostaa meillä ainoastaan *Harpagoxenus sublaevis*.

Sellaisia lajeja, jotka voivat myös itsenäisesti perustaa uusia yhteiskuntia,

vaikka ne mielellään käyttävätkin apumuurahaisia, ovat meillä *Formica exsecta, F. rufa-pratensis* -ryhmä sekä *F. uralensis*, jotka kaikki muodostavat ottokasvattiyhteiskuntia. Pesät ovat säännöllisesti puhtaita neulas-, ruohonkorsi- ym. kekoja. Apumuurahaisten avulla perustavat pesänsä aina *Lasius fuliginosus, L. umbratus, L. mixtus* ja *F. cinerea*, joilla kaikilla on puhtaat kanto-, mätäs- tai kivenaluspesät, sekä *F. truncorum*. Kaikki nämä muodostavat ottokasvattiyhteiskuntia. Kaikki edellämainitut lajit voivat elää myös ilman orjia. Sensijaan siten ei ole laita *F. sanguinea*n, joka onkin pisimmälle kehittynyt tässä suhteessa ja muodostaa ikäänkuin välimuodon ehdollisten ja ehdottomien sekayhteiskuntatyyppien välille. Se ei pysty yleensä itsenäisesti perustamaan yhteiskuntaa; tosin sellaisesta on mainintoja kirjallisuudessa (ks. esim. VIEHMEYER 1909). Se saattaa käyttää orjinaan myös oman lajinsa yksilöitä, mikä selittää osittain sen, että useasti tapaa puhtaita *F. sanguinea*-pesiä. Toisaalta ovat sellaiset pesät saattaneet syntyä sekapesistä, joista apumuurahaiset ovat vanhuuttaan kuolleet. SAHLBERG (1876) mainitsee, että ulkomailla on todettu *Lasius alienuksenkin* esiintyvän orjana, mutta tässä tapauksessa lienee kysymyksessä yhteispesä, jossa pesää tutkittaessa molempien lajien käytävät ovat rikkoutuneet ja sekoittuneet toisiinsa. *F. sanguinea* on tunnetusti innokas orjien ryöstäjä, joka saattaa tyhjentää pesän ympäristön laajalti apumuurahaispesistä.

Aivan erikoislaatuiset elintavat ovat meidän ainoalla loismuurahaisellamme *Harpagoxenus sublaeviksella*. Pitkään aikaan ei tunnettu sen koiraita eikä naaraita, vaan luultiin, että se lisääntyy vain partenogeneettisesti. Se ei rakenna mitään varsinaista pesää vaan elää *Leptothorax*ien käytävissä hieman samaan tapaan kuin kuhnurit mehiläispesissä. Loiselämä on surkastuttanut sen suuosatkin, mutta se pystyy kyllä itse syömään, eikä ole joutunut niin riippuvaiseksi isännistään kuin Ruotsissa esiintyvä *Polyergus rufescens*, jota isäntien täytyy kaikenlisäksi syöttää. *H. sublaeviksen* elintapoja on erikoisesti tutkinut ADLERZ (1884). Kotimaisista tutkijoista on ennenkaikkea mainittava WELLENIUS (1903).

Mitkä ovat sitten ne edellytykset, ne ominaisuudet, jotka tekevät sekapesimisen mahdolliseksi? Taulukkoa n:o 2 tarkastellessa huomaa, että orjat ja niiden orjuuttajamuurahaiset kuuluvat miltei poikkeuksetta samaan sukuun. Tätä ensimmäistä edellytystä varten ovat muurahaiset sopivasti monilajinen ryhmä, jossa lähisukuisia osapuolia on helposti saatavissa. Toisena sekapesien muodostumista edellyttävänä seikkana muurahaisilla on fylogeneettisesti kehittynyt vaistotoimintasarjoja tätä tarkoitusta varten kuten todettiin sekapesimisen selvittelyssä edellä.

Tarkastellessa sekapesien jakautumista systematiikan kannalta, voi todeta, että suurin osa tapauksista esiintyy *Formicinae*-alaheimossa, kun taas *Myrmicinae*-alaheimossa *Harpagoxenus*ta lukuunottamatta esiintyy vain yhteispesimistä. Täten nuo alaheimot olisivat erilaisilla yhteiskuntaelämäntasoilla. Sekapesimisen synnyn selvittelystä kävi ilmi, että kysymys on sekundaarisesta, kehittyneestä piirteestä, joten *Formicinae*ta voitaisiin pitää muurahaisten Suomessa

Taulukko 2. Sekayhteiskuntia muodostavat muurahaislajit apumuurahaisineen. + omat havainnot, muut LARSSONin (1943) mukaan.

Tabelle 2. Gemischte Kolonien bildende Arten und deren Hilfsameisen. + eigene Beobachtungen, sonst nach Larsson (1943).

Ehdollinen sekapesämuodostus *Fakultative Mischnestbildung*		Ehdoton sekapesämuodostus *Obligatorische Mischnestbildung*
Täysin epäitsenäiset *Völlig unselbständig*	Osittain epäitsenäiset *Zum Teil unselbständig*	
Lasius fuliginosus	*Formica exsecta*	*Harpagoxenus sublaevis*
L. umbratus	*F. fusca*	*Leptothorax acervorum*
L. mixtus	*Formica rufa-pratensis*	*L. muscorum*
Lasius umbratus	-ryhmä	*L. tuberum*
L. niger	*F. fusca*	
L. alienus	*F. rufibarbis*	
Lasius mixtus	*Formica uralensis*	
L. niger	*F. fusca*	
Formica truncorum	*F. picea*	
F. fusca	*Formica cinerea*	
Formica sanguinea	*F. fusca*	
+*F. exsecta*	*F. rufibarbis*	
F. rufa-pratensis -ryhmä		
+*F. truncorum*		
F. fusca		
F. rufibarbis		
F. picea		

esiintyvistä alaheimoista fylogeneettisesti kehittyneimpänä, mitä osoittaa sekin, että niiden pesärakennelmat ovat monimutkaisempia kuin *Myrmicinae*-alaheimossa. *Formica*-lajeista on taas pisimmälle erikoistunut *F. sanguinea,* jos pidetään tämän kehityssuunnan tunnusmerkkeinä kykyä käyttää monia eri lajeja orjina ja välimuotoisten pesien esiintymistä. Omaan suuntaansa, loisimiseen, on taas *Harpagoxenus sublaevis* kehittynyt.

Alussa mainitsin, että vain muurahaisilla tavataan pesäyhdistymiä. Edellä esitetyn valossa voidaan tarkastella vastaavan ilmiön esiintymismahdollisuuksia toisilla yhteiskuntia muodostavilla pistiäisillä. Tällöin tulisivat lähinnä kysymykseen ampiaiset, kimalaiset ja mehiläiset. Molempien edellisten yhteiskuntaelämänasteet ovat tunnetusti alkeellisempia kuin muurahaisten, joten niillä ei kenties ole syntynyt vielä yhteispesimisessä tarvittavia vaistotoimintoja, vaikka sopivia läheisiä lajeja kyllä olisi. Sensijaan mehiläisillä saattaisi esiintyä pesäyhdistymiä – nehän ovat korkealla tasolla yhteiskunnallisesti – mutta niidenkään vaistotoimintoihin ei sisälly minkään mehiläislajin suosimiskykyä. Lisäksi puuttuu läheisiä lajeja. On siis todettava, että muurahaiset ovat todella ainutlaatuisia tähän yhteiskuntaelämänsä puoleen nähden koko pistiäisten suuressa ja monilajisessa maailmassa.

Kirjallisuutta: ADLERZ, G. 1884. Myrmecologiska studier I. Formicoxenus nitidulus Nyl. – Öfv. Kongl. Vet. Akad. Förhandl. 8. – FOREL, A. 1893. Nester der Ameisen. Nat. forsch. Ges. XCV. – JACOBSON, H. 1939. Die Ameisenfauna des Ostbaltischen Gebietes. Zschr. Morph. Ököl. Tiere 35, p. 389 – 454. – JÄRVI, T. H. 1905. Orjuuden alkuperä muurahaisilla. Luonnon Ystävä 9, p. 191—194. – LARSSON, Sv. G. 1943. Myrer. Danmarks Fauna 49. – MORLEY, B. D. 1945. Observations on some plesibiotic colonies of ants (Hymenoptera) with notes on some other mixtobiotic colonies. Proc. Roy. Entam. Soc. London, A 20, p. 1 – 3. – 1946. The interspecific relations of ants. Journ. Anim. Ecol. 15, p. 150 – 154. – OINONEN, E. A. 1956. Kallioiden muurahaisista ja niiden osuudesta kallioiden metsittymiseen Etelä-Suomessa. Acta Entom. Fenn. 12. – SKWARRA, E. 1929 a. Die Ameisenfauna des Zehlaubruches. Schr. Phys.-ökön. Ges. Königsberg LXVI: 2(2). – 1929 b: Formica fusca picea Nyl. als Moorameise. Zool. Anz. 82, p. 46 – 55. – STITZ, H. 1939. Ameisen oder Formicidae. Tierwelt Deutschlands 37: Hymenoptera 1. Jena. – VIEHMEYER, H. 1908. Zur Koloniegründung der prasitischen Ameisen. Biol. Zentr.-Bl. 28, p. 18 – 32. – 1909. Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von Formica sanguinea Latr. Zschr. wiss. Insektenbiol. V, p. 353 – 356. – WASMANN, E., 1901: Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Allg. Zschr. Entom. 6, p. 359 – 371. – WELLENIUS, O. 1903. Ett meddelande om Tomognathus sublaevis Nyl. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 29, p. 70 – 72. – WUORENRINNE, H., 1956: Thyreosthenius biovatus Camb.- ja Metopobactrus prominulus Camb.-hämähäkkien esiintymisestä Suomessa. Archivum Soc. 'Vanamo' 10, p.

Über die gegenseitigen Beziehungen der Ameisenarten.

Referat.

Verfasser gibt folgende auf finnische Verhältnisse angepasste Gruppierung der mixobiotischen Erscheinungen in der Ameisenwelt.

A. Von nur einer Art bewohnte Nester.

B. Nestgemeinschaften, in denen jede Art ihre eigenen Gänge besitzt.

1. Zufällige und fakultative Nestgemeinschaften. Die letzteren bilden die überwiegend grösste Gruppe (Tab. 1 a und 1 b).
2. Obligatorische Nestgemeinschaften. In Finnland nur durch *Formicoxenus nitidulus* vertreten.

C. Gemischte Nester, deren Gangsysteme von mehreren Arten bewohnt sind (Tab. 2).

1. Fakultative Mischnester.
   a. Nestgründung erfolgt völlig unselbständig.
   b. » » zum Teil unselbständig.
2. Obligatorische Mischnester. In Finnland nur bei *Harpagoxenus sublaevis.*

Die zwischen den verschiedenen Arten bestehende Konkurrenz um den Nestort zwingt sie zu der Bildung von Nestverbänden. In reinen geschlossenen Beständen sind solche kaum zu finden, in Waldlichtungen, undichten Beständen und auf Felsen begegnet man ihnen reichlich.

Die gemischten Nester sind freien Pflegebeziehungen entsprungen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu der Entstehung verschiedener Instinkthandlungsfolgen im Hinblick auf das Gemeinschaftsnisten geführt haben. Die gemischten Nestbauten werden in typenreine Stocknester, Nester unter Steinen und Bültennester eingeteilt. Man begegnet ihnen bei allen anderen Arten dieser Gruppe ausser bei *Formica sanguinea,* deren Nest einen Zwischentyp vertritt, weil es teilweise die Form eines Kegelnestes hat. Phylogenetisch ist die Unterfamilie *Formicinae* weiter vorgeschritten; sie befindet sich auf einer höheren Stufe der Staatenbildung als die Unterfamilie *Myrmicinae,* in deren Bereich nur Nestgemeinschaften vorkommen; eine Ausnahme bildet *Harpagoxenus sublaevis.*

Nur bei den Ameisen kann man solche sozialen Beziehungen zwischen den Arten vorfinden. Die übrigen staatenbildenden Hymenopteren kommen hierbei nicht in Frage, denn bei ihnen fehlen die naheverwandten Arten, oder es ist bei ihnen nicht zu der Ausbildung nötiger Instinkthandlungsfolgen gekommen.

Verfassers eigene Beobachtungen über die Nestverbände der Ameisen in Finnland sind in den dem Aufsatz beigegebenen Tabellen zusammengefasst.